

Ostrya virginiana (Betulaceae) 的胚珠和胚囊发育及其系统学意义*

邢树平 陈之端 路安民

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

DEVELOPMENT OF OVULES AND EMBRYO SACS IN *OSTRYA VIRGINIANA* (BETULACEAE) AND ITS SYSTEMATIC SIGNIFICANCE

XING Shu-Ping CHEN Zhi-Duan Lu An-Min

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract The development of ovules and embryo sacs in *Ostrya virginiana* was studied for the first time. Most ovaries had two ovules which were anatropous, unitegmatic and crassinucellate. The ovule usually possessed several archesporial cells which divided periclinally into the upper parietal cell and the lower sporogenous cell. The sporogenous cell functioned directly as megaspore mother cell. The tetrad of megaspores was linear in arrangement, and every megaspore might be functional. One ovule often contained 2~6 embryo sacs and the embryo sac belongs to Polygonum type. It can be concluded from the present data that all ovules among the genera of the Betulaceae are unitegmatic. There are more groups with the phenomenon of multiple embryo sacs in anemophilic plants such as Betulaceae, Casuarinaceae, Graminae, Juglandaceae, Myricaceae, Simaroubaceae, Ulmaceae, than in entomophilous plants. Multiple embryo sacs also occur among some parasitic plants and saprophytes, e. g. Orobanchaceae, *Cassytha* in Lauraceae, *Cuscuta* in Convolvulaceae and *Utricularia* in Lentibulariaceae. It may be inferred that the characteristic of multiple embryo sacs be an evolutionary adaptation of those plants with lower pollination rate to increase the rate of fertilization. Finally, a comparison of embryological characters among the genera of the Betulaceae shows that the family is of a number of common embryological characters, such as multicellular archesporium, multiple embryo sacs in one ovule, and a long interval between pollination and fertilization. The diversity and systematic significance of several embryological characters among the "higher" hamamelid families are also discussed. It is still hard to explain the phylogenetic relationships among those families clearly only with.

Key words *Ostrya virginiana*; Ovule; Multicellular archesporium; Multiple embryo sacs; Systematic significance

摘要 首次报道了铁木属 *Ostrya* 的胚珠和胚囊发育过程。研究结果表明: *O. virginiana* 的多数子房内有 2 个胚珠, 胚珠倒生, 单珠被, 厚珠心, 具 1 至数个孢原细胞; 孢原细胞平周分裂形成一个周缘细胞和一个造孢细胞, 造孢细胞直接发育成大孢子母细胞, 四分体大孢子呈线形排列, 它们均可成为功能大孢子; 绝大多数胚珠中具 2~6 个胚囊, 胚囊蓼型。最后, 对珠被层数和多孢原、多胚囊等问题进行了讨论, 并对桦木科各属的胚胎学性状作了比较, 发现桦木科各属的胚胎学特征具有较高的一致性, 如多孢

* 国家自然科学基金资助项目 39670056。

1997-10-13 收稿, 1998-01-08 收修改稿。

原、多胚囊,较长的传粉和受精间隔期等。同时,比较和讨论了某些胚胎学性状,如胚珠类型和珠被层数,在高等金缕梅类各科间的异同及系统学意义。

关键词 *Ostrya virginiana*; 胚珠; 多孢原; 多胚囊; 系统学意义

桦木科植物的胚胎学研究相对较少(Johri *et al.*, 1992),可能是因为该类群生殖过程持续时间较长,从其雄花序自上一年的夏天出现,到当年秋天果实成熟,一般为一年半,而其关键发育阶段(如小孢子母细胞胞质分裂和早期胚胎发生)持续时间又很短,不易得到。近年来,陈之端等(Chen *et al.*, 1990)系统研究了虎榛子属 *Ostryopsis* 和鹅耳枥属 *Carpinus* (Zhang & Chen, 1993)的大、小孢子发生和种子发育,提供了一系列有系统学价值的胚胎学性状。在该科的6个属中,目前仅铁木属 *Ostrya* 尚无胚胎学的任何报道。为了填补这一空白,并更好地在属间比较胚胎学性状,以探讨其系统学意义,我们对新大陆的广布种 *O. virginiana* Willd. 的胚珠和胚囊发育过程进行了观察。

1 材料和方法

实验所用材料于1995年3月初至5月底取自美国佛罗里达大学校园内,凭证标本(Chen Zhi-duan 95002)保存在中国科学院植物研究所标本馆内。雌花序用FAA固定。系列酒精脱水,丙酮过渡,Spurr树脂包埋。用玻璃刀切片,切片厚度4 μm ,PAS-TBO(pH9.0)对染。用Olympus-BH2显微镜观察并照相。

2 观察结果

2.1 胚珠的发育

雌蕊由2心皮组成。在3月8日的雌蕊中,可见一缝隙状子房室,2个维管束分布于雌蕊内两侧(图版I:1)。以后子房室为细胞所充满,并在子房中央形成一个中轴结构。在4月7日的材料中,可观察到胚珠原基于中轴上发生(图版I:2),即中轴胎座。多数材料的子房内仅发生两个胚珠原基,它们分别位于中轴两侧(图版I:3)。在少数材料中,可观察到3个胚珠,一个胚珠位于中轴一侧,另两个胚珠位于中轴另一侧。在中轴同一侧的这两个胚珠中,靠近子房基部的一个先发育(图版I:4)。胚珠原基形成后6~8天,即在其基部形成一圈突起并逐渐向上包围珠心形成珠被(图版I:5),珠被进一步发育直到完全包围珠心,仅在顶端保留一缝隙状孔(图版I:6)。*Ostrya* 的胚珠为单珠被,从孢原细胞到大孢子母细胞期,珠被有5~8层细胞(图版I:5,6),胚珠成熟时,珠被为10~12层细胞。胚珠倒生,厚珠心(图版I:7)。

2.2 大孢子发生

在4月18日的材料中,可观察到体积比周围珠心细胞略大,核大,核仁明显的孢原细胞。孢原细胞的数目为1至数个(图版I:8),它们紧靠珠心表皮或个别位于第2层珠心细胞下。孢原细胞经过一次平周分裂形成两个较大的细胞(图版I:9,10),外面的一个为周缘细胞,它继续分裂增加珠心细胞的数目,里面的一个为造孢细胞,造孢细胞不再分裂,体积增大后直接行使大孢子母细胞的功能。多数材料中有2~3个造孢细胞(图版I:11)。在有些材料中,仅见1个造孢细胞(图版I:12)。在4月25日的材料中,可观察到

位于第 3~4 层珠心细胞下的 3 个并列大孢子母细胞(图版 I:13)。大孢子母细胞减数分裂(图版 I:14)形成四分体大孢子成一直线排列。在 4 月 28 日的材料中,可见到并排的 2 列四分体大孢子(图版 I:15)。合点端 1~2 个大孢子(图版 II:1,2)或珠孔端的 1~2 个大孢子为功能大孢子(图版 II:3~5)或在有些材料中,四分体中的 4 个大孢子均成为功能大孢子(图版 II:13)。

2.3 胚囊的发育

胚囊发育为蓼型。功能大孢子经过 3 次有丝分裂形成八核胚囊,最后发育为七细胞成熟胚囊。在 5 月 2 日的材料中,可观察到二核胚囊(图版 II:6 两个核不在同一平面上,只能清晰显示一个核)。但我们未观察到四核胚囊。在成熟胚囊中,可见 2 个助细胞,其大部分细胞质位于珠孔端,细胞核位于其中,合点端主要为液泡所占据(图版 II:7)。卵细胞梨形,细胞核位于合点端的细胞质内,珠孔端有一个大液泡(图版 II:8)。中央细胞内细胞质稀少,有一个较大的次生核,其核仁明显(图版 II:9)。3 个反足细胞位于胚囊合点端,体积较小,呈并列式,细胞核仍清晰可见(图版 II:10)。由于 *Ostrya* 具有多个孢原细胞和所有四分体大孢子均可发育为胚囊的特点,因此在我们观察的所有材料中,除个别胚珠含单个胚囊外其它胚珠内均含数个胚囊,这些胚囊可为 2~3 个成左右并列式(图版 II:8,11)或 2~4 个成上下直线排列(图版 II:7,14)。值得注意的是,这些胚囊的发育并不同步,靠近合点端的胚囊往往发育较早,且体积较大。合点端胚囊发育成熟时,珠孔端的胚囊可能还在单核或二核期(图版 II:14)。这些珠孔端的胚囊能否继续发育,尚难定论。

3 讨 论

3.1 珠被层数

直到最近,有些作者(如 Heredeen *et al.*, 1995)在引证桦木科植物的珠被层数时,仍把鹅耳枥属的珠被误认为双层。这一引证是基于 Benson *et al.* (1906)对 *Carpinus betulus* 的研究,而 Zhang 和 Chen (1993)已对此进行了澄清。作为该科的进化类群,铁木属是鹅耳枥属最近的现存植物(Chen, 1994),经过仔细观察,本研究确认铁木属的胚珠也具有单珠被。这样,已有的资料说明整个桦木科各属的胚珠均为单珠被。

3.2 多孢原和多胚囊

多孢原和多胚囊现象是 *Ostrya virginiana* 最显著的胚胎学特征。在所观察的材料中,出现频率几乎为 100%。我们对 Johri *et al.* (1992)所描述过的被子植物进行了统计,发现共 49 个科具多胚囊现象(图 1)。多胚囊的来源有 4 方面:(A) 多个孢原细胞;(B) 同一四分体上的大孢子;(C) 珠心细胞;(D) 珠被细胞。为了显示上的方便,笔者将具多胚囊现象的植物类群标注在 Dahlgren 系统的泡状图(Dahlgren, 1995)上(图 1)。根据对这 49 个科的初步分析,显示该性状有一定的系统学意义。花不显著的风媒植物与具鲜艳花的虫媒植物相比,前者出现多胚囊的类群较多,如 Betulaceae, Casuarinaceae, Graminae, Juglandaceae, Myricaceae, Simaroubaceae, Ulmaceae 等,而在大科 Fabaceae, Labiatae,

图 1 多胚囊现象在被子植物中的分布(原图引自 Dahlgren, 1995. 笔者将具多胚囊现象的植物类群以阴影标注其上)
Fig. 1 Phenomenon of multiple embryo sacs among angiosperms (Original graph was quoted from Dahlgren, 1995. Taxa with the phenomenon of multiple embryo sacs were illustrated by shadows on the graph)

Liliaceae 和 Orchidaceae 中没有发现多胚囊现象。另外还发现一些寄生植物或附生植物, 如: 列当科, 樟科的无根藤属 *Cassytha*, 旋花科的菟丝子属 *Cuscuta* 和狸藻科的狸藻属 *Utricularia* 也具多胚囊现象(图 1)。因此我们推测多胚囊现象有可能是一些传粉效率不高的类群增加受精机会的一种进化适应的表现。

3.3 桦木科各属胚胎学性状及与其它高等金縷梅类各科的比较

在桦木科, 目前仍有两个重要的胚胎学性状的调查还不完全: (A) 小孢子母细胞胞

表 1 桦木科各属胚胎学性状及与其它高等金縷梅类各科的比较
Table 1 Embryological characters among the genera of Betulaceae
and the comparison with those of other hamamelid families

性状 Character	Betulaceae					
	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ostryopsis</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ostrya</i>
小孢子母细胞胞质分裂 Cytokinesis of microspore mother cell	?	?	?	同时型 simultaneous type	同时型 simultaneous type	?
胚珠类型 Ovule type	倒生 anatropous	倒生 anatropous	倒生 anatropous	倒生 anatropous	倒生 anatropous	倒生 anatropous
厚珠心 Crassinucellate	+	+	+	+	+	+
珠被层数 Number of integument	1	1	1	1	1	1
孢原数目 Number of archesporial cell	多 multiple	1	多 multiple	1	多 multiple	多 multiple
大孢子四分体 Tetrad of megaspore	线型 linear type	线型 linear type	线型 linear type	线型 linear type	线型 linear type	线型 linear type
功能大孢子位置 Position of functional megaspore	合点端第 1 个 the first cell from the chalazal end	合点端第 1 个 the first cell from the chalazal end	合点端第 1 个 the first cell from the chalazal end	合点端第 1 和第 2 个 the first and second cell from the chalazal end	合点端第 1 和第 2 个 the first and second cell from the chalazal end	合点端第 1~4 个 the cells from the first to the fourth
胚囊类型 Embryo sac type	蓇型 Polygonum type	蓇型 Polygonum type	蓇型 Polygonum type	蓇型 Polygonum type	蓇型 Polygonum type	蓇型 Polygonum type
传粉和受精间隔期(月) Time from pollination to fertilization (months)	3~4	1	3~4	1	1.5	1.5
核型胚乳 Nuclear endosperm	+	+	+	+	+	?
多胚囊 Multiple embryo sacs	+	-	+	+	+	+
胚胎发生类型 Embryogeny type	紫菀型 Asterad type	紫菀型 Asterad type	?	柳叶菜型 Onagrad type	?	?

Table 1 (cont.)

性状 Character	Ticoden- draceae	Nothofa- gaceae	Fagaceae	Casuari- naceae	Rhoipte- leaceae	Juglan- daceae	Myricaceae
小孢子母细胞胞质分裂 Cytokinesis of microspore mother cell	?	同时型 simultaneous type	同时型 simultaneous type	?	同时型 simultaneous type	同时型 simultaneous type	?
胚珠类型 Ovule type	横生 hemitropous	倒生 anatropous	倒生 anatropous	直生 orthotropous	倒生 anatropous	直生 orthotropous	直生 orthotropous
厚珠心 Carassinucellate	+	+	+	+	+	+	+
珠被层数 Number of integument	1	1	2	2	2	1	1
孢原数目 Number of archesporial cell	?	?	多 multiple	多 multiple	1	1	1
大孢子四分体 Tetrad of megaspore	?	?	线型或 T 型 linear or T type	线型 linear type	?	线型或 T 型 linear or T type	线型 linear type
功能大孢子位置 Position of functional megaspore	?	?	合点端第 1 个 the first cell from the chalazal end	合点端第 1 个 the first cell from the chalazal end	?	合点端第 1~4 the cells from the first to the fourth	合点端第 1~4 the cells from the first to the fourth
胚囊类型 Embryo sac type	蓼型 Polygonum type	?	蓼型或 五福花型 Polygonum or Adoxa type	蓼型 Polygonum type	蓼型 Polygonum type	蓼型 Polygonum type	蓼型 Polygonum type
传粉和受精间隔期(月) Time from pollination to fertilization (months)	?	?	2	2	?	?	?
核型胚乳 Nuclear endosperm	+	+	+	+	+	+	+
多胚囊 Multiple embryo sacs	?	?	-	+	-	+	+
胚胎发生类型 Embryogeny type	?	?	胡椒型或 紫菀型 Piperad or Asterad type	柳叶菜型 Onagrad type	?	胡椒型或 紫菀型 Piperad or Asterad type	柳叶菜型 Onagrad type

Literatures Cited: Takhtajan, 1997; Zhang *et al.*, 1994; Zhang, Chen, 1993; Johri *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 1990.

质分裂,在所研究的属中,*Carpinus* 和 *Ostryopsis* 为同时型,其它属未知;(B) 胚胎发生类型,在所报道的属中,*Alnus* 和 *Betula* 为紫菀型 (Davis, 1966),而 *Ostryopsis* 为柳叶菜型 (Chen *et al.*, 1990)。但在比较胚胎学研究中,最为重要、也是最多的性状来自于胚珠和胚囊发育。本文对这些性状进行了全面比较。从表 1 可看出,桦木科各属的胚胎学性状是非常相似的,在科内表现出较高的一致性,如胚珠倒生并具单层珠被。而这两个性状在其它高等金縷梅类各科间变异较大。在几年前才确立的中美洲的一个单型科 *Ticodendraceae* 中,发现其胚珠横生,具单珠被 (Tobe, 1991)。该科被认为与桦木科及山毛榉科关系最近,并得到 cpDNA *rbcL* 基因序列资料的支持 (Conti *et al.*, 1994)。在 Takhtajan

(1997)最近的系统中,该科被放在榛目 Corylales。在山毛榉科,除原来属于该科的南山毛榉属 *Nothofagus* 为倒生和单珠被胚珠,与桦木科一致外,其它属均具倒生、双珠被胚珠。目前 *Nothofagus* 独立成科已被普遍接受,并且认为其与桦木科的关系比与山毛榉科的关系还近(Nixon, 1989)。在其它高等金缕梅类各科中,木麻黄科具直生双珠被胚珠,在马尾树科为倒生双珠被胚珠,胡桃科和杨梅科具直生单珠被胚珠。然而,胡桃科和马尾树科具有非常近的亲缘关系却得到细胞学(Oginuma *et al.*, 1994)和分子系统学(Chen *et al.*, 1998)证据的有力支持。根据目前的胚胎学资料,尚不能有效地揭示高等金缕梅类各科的系统发育关系。

参 考 文 献

- Benson M E, Sanday E, Berridge E. 1906. Contributions to the embryology of the Amentiferae. 2. *Carpinus betulus*. Trans Linn Soc, Ser(2) 7: 37~44
- Chen Z D. 1994. Phylogeny and phytogeography of the Betulaceae I. Acta Phytotax Sin, 32: 1~32
- Chen Z D, Lu A M, Pan K Y. 1990. The embryology of the genus *Ostryopsis* (Betulaceae). Cathaya, 2: 53~62
- Chen Z D, Wang X Q, Sun H Y *et al.*, 1998. Systematic position of the Rhoipteleaceae, evidence from DNA sequences of *rbcL* gene. Acta Phytotax Sin, 36(1): 1~5
- Conti E, Systma K J, Alverson W S. 1994. Neither oak nor alder, but nearly: The relationships of Ticodendron based on *rbcL* data. Amer J Bot, 81(6): 149
- Dahlgren G. 1995. On Dahlgrenograms — a system for the classification of angiosperms and its use in mapping characters. An Acad bras Ci, 67(Suppl. 3): 383~404
- Davis G L. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: John Wiley & Sons
- Herendeen P S, Crane P R, Drinnan A N. 1995. Fagaceous flowers, fruits, and cupules from the Campanian (Late Cretaceous) of central Georgia, USA. Int J Plant Sci, 156(1): 93~116
- Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag
- Nixon K C. 1989. Origins of Fagaceae. In: Crane P R, Blackmore S, eds. Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae. Oxford: Systematics Assoc. 2: 23~43
- Oginuma K, Gu J Z, Yue Z S. 1995. Karyomorphology of *Rhoiptelea* (Rhoipteleaceae). Acta Phytotax Geobot, 46(2): 147~151
- Takhtajan A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press. 150
- Tobe H. 1991. Reproductive morphology, anatomy, and relationships of Ticodendron. Ann Missouri Bot Gard, 78: 135~142
- Zhang Z Y, Chen Z D. 1993. Embryology of *Carpinus turczaninowii* (Betulaceae) and its systematic significance. Cathaya, 5: 59~68
- Zhang Z Y, Lu A M, Wen J. 1994. Embryology of *Rhoiptelea chiliantha* (Rhoipteleaceae) and its systematic relationship. Cathaya, 6: 57~66

图版说明 Explanation of plates

- | | | | | |
|-----------|-------------|-----------|---------|------------|
| ant. 反足细胞 | arc. 孢原细胞 | dm. 退化大孢子 | eg. 卵细胞 | es. 胚囊 |
| fm. 功能大孢子 | mmc. 大孢子母细胞 | ms. 大孢子 | nu. 核 | o. 胚珠原基或胚珠 |
| p. 周缘细胞 | s. 造孢细胞 | sn. 次生核 | sy. 助细胞 | vb. 维管束 |

图版 I 1. 幼期子房横切, 示子房室; 2~4. 子房纵切, 示胚珠发生; 5, 6. 胚珠纵切, 示单珠被; 7. 成熟胚珠; 8. 二个孢原细胞; 9, 10. 同一胚珠的两张不同切片, 示一个周缘细胞和一个造孢细胞; 11. 三个造孢细胞; 12. 一个造孢细胞; 13. 三个并列的大孢子母细胞; 14. 大孢子母细胞减数分裂前期; 15.

线形四分体大孢子。(1~3, 5, 6. $\times 250$; 4. $\times 125$; 7. $\times 63$; 8~15. $\times 627$)

图版 II 1. 合点端的一个功能大孢子; 2. 合点端的两个功能大孢子及另一列四分体中珠孔端的一个功能大孢子; 3. 珠孔端的一个功能大孢子和其它退化大孢子; 4. 珠孔端的两个功能大孢子及另一列四分体中合点端的一个功能大孢子; 5. 珠孔端的一个功能大孢子及合点端第二个大孢子为功能性的(已进入分裂前期); 6. 二核胚囊; 7. 六个胚囊位于同一胚珠中, 示一个胚囊中的两个助细胞; 8. 两个胚囊左右并列, 示一个胚囊中的卵细胞; 9. 两个胚囊上下排列, 示一个胚囊中的次生核; 10. 与上述第 8 图为同一胚珠的不同切片, 示一个胚囊中的三个反足细胞; 11. 三个胚囊左右并列; 12. 三个胚囊上下直线排列; 13. 四个胚囊上下直线排列; 14. 一个胚珠中的五个胚囊, 珠孔端的一个胚囊为二核期, 合点端的胚囊已成熟。(1~14. $\times 627$)

ant. antipodal cell	arc. archesporial cell	dm. degenerated megaspore	eg. egg cell
es. embryo sac	fm. functional megaspore	mmc. megaspore mother cell	ms. megaspore
nu. nucleus	o. ovule primordium or ovule	p. parietal cell	s. sporogenous cell
sn. secondary nucleus	sy. synergid	vb. vascular bundle	

Plate I 1. Cross section of young ovary, showing ovary chamber; 2~4. Longitudinal section of ovary, showing ovule formation; 5, 6. Longitudinal section of ovule, showing the unitegmatic ovule; 7. Mature ovule; 8. Two archesporial cells; 9, 10. Different sections of the same ovule, showing a parietal cell and a sporogenous cell; 11. Three sporogenous cells; 12. One sporogenous cell; 13. Three megaspore mother cells standing side by side; 14. A megaspore mother cell in meiotic stage; 15. Tetrad of megaspores in linear shaped. (1~3, 5, 6. $\times 250$; 4. $\times 125$; 7. $\times 63$; 8~15. $\times 627$)

Plate II 1. The chalazal end megaspore functional; 2. Two chalazal end megaspores functional; 3. The micropylar end megaspore functional and other degenerated megaspores; 4. Two micropylar end megaspores functional and the chalazal end megaspore functional in another tetrad; 5. The micropylar end megaspore functional and the second megaspore from the chalazal end functional; 6. 2-nucleated embryo sac; 7. Six embryo sacs observed in one ovule, showing two synergids in one embryo sac; 8. Two embryo sacs side by side in left and right, showing the egg cell in one embryo sac; 9. Two embryo sacs arranged linearly, showing the secondary nucleus in one embryo sac; 10. Different section of the same ovule in fig. 8, showing three antipodal cells; 11. Three embryo sacs side by side; 12. Three embryo sacs arranged linearly; 13. Four embryo sacs arranged linearly; 14. Five embryo sacs observed in one ovule, showing one 2-nucleated embryo sac in micropylar end. (1~14. $\times 627$)



